

LAS EXPLICACIONES SOBRE EL COMPORTAMIENTO SOCIAL: ENTRE LA ADMINISTRACIÓN Y LA GENERACIÓN DE BENEFICIO^{1, 2}

EXPLANATIONS ABOUT SOCIAL BEHAVIOR: BETWEEN THE ADMINISTRATION AND PROFIT GENERATION

Irma Catherine Bernal Castro^{3,4} & Maximiliano Martínez⁵

RESUMEN

El estudio de la evolución del comportamiento social, principalmente en términos de cooperación y altruismo, ha estado marcado por una proliferación de explicaciones y modelos teóricos. El desarrollo de modelos matemáticos formales ha desempeñado un papel fundamental en esta dirección, dado que pretenden capturar las relaciones de dependencia entre ciertos factores clave, como el parentesco, la tasa de migración y el mantenimiento de las interacciones cooperativas en una población (e.g. Hamilton 1964; Trivers 1971; Axelrod & Hamilton 1981; Boyd & Richerson, 1985; entre otros). Estos modelos formales se centran en la distribución del beneficio que se desprende de las interacciones entre agentes y son muy apreciados dado que presentan un amplio margen de generalización, la cual descansa en su capacidad de abstraer datos a partir del comportamiento de los interactores. Sin embargo, un asunto cada vez más evidente es que dichos modelos dejan de lado las interacciones mismas y se concentran en el análisis del costo sobre la aptitud y los pagos que entrañan para los individuos sus acciones. Con ello se explica cómo se distribuye el beneficio pero se deja fuera un aspecto crucial: cómo es que aquel se genera. En un intento por superar estas limitaciones en este artículo defendemos, siguiendo a Calcott (2008), la necesidad de crear modelos que incluyan la forma en que se organiza la acción colectiva, centrando la atención en la generación de beneficio. Este texto proporciona un panorama sobre dicha discusión y sus repercusiones en la comprensión del comportamiento social.

Palabras clave: Cooperación, Altruismo, Generación del beneficio, Administración del beneficio.

ABSTRACT

The study of the evolution of social behavior, in terms of cooperation and altruism, has usually been framed in quantitative explanations and mathematical models, which

1 Recibido: 30 de abril de 2015. Aceptado: 29 de mayo de 2015.

2 Este artículo se debe citar como: Bernal, Irma & Martínez, Maximiliano. "Las explicaciones sobre el comportamiento social: entre la administración y la generación de beneficio". *Rev. Colomb. Filos. Cienc.* 15.30 (2015): 123-144.

3 Posgrado en Filosofía de la Ciencia, Instituto de Investigaciones Filosóficas. Universidad Nacional Autónoma de México. Correo: biocalilo@gmail.com

4 Agradezco a Cesar Jurado por sus valiosos comentarios y aportes a este documento.

5 Departamento de Humanidades, Universidad Autónoma Metropolitana - Unidad Cuajimalpa. Correo: mmartinez@correo.cua.uam.mx

intend to capture the interdependence relationships between some key factors such as kinship, migration, and the maintenance of cooperative interactions in populations (e.g. Hamilton 1964; Trivers 1971; Axelrod & Hamilton 1981; Boyd & Richerson, 1985). These models focus on the distribution of benefit that stems from the interactions between individuals and are well appreciated because they permit important generalizations and abstractions. Nevertheless, it is becoming a widespread opinion that such models just explain how the benefit of the cooperative interactions is distributed, but leave aside a crucial aspect: how it is generated. In this paper we defend, following Calcott (2008), the necessity of create models that also take into account the generation of benefit and its influence in the way cooperation is organized. We expose here the general discussion and highlight the repercussions in the understanding of social behavior.

Key words: Cooperation, Altruism, Generating benefit, administering benefit

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los enigmas perdurables en la biología y las ciencias sociales es el origen y la persistencia de la cooperación y el altruismo en diferentes organismos (Lehmann & Keller 2006). Estos fenómenos son a menudo considerados, desde una perspectiva clásica como simples recursos que regulan la competencia y la agresión al interior de los grupos, controlados directamente por “genes egoístas” que buscan replicarse. Sin embargo, cada vez resulta más claro que el altruismo y la cooperación, más que haber sido comportamientos seleccionados para disminuir el conflicto, constituyen una directriz fundamental de los procesos evolutivos constitutivos de ciertos organismos (Tomasello 1999, de Waal 2011). Esta idea es presentada en los siguientes términos por Sussman y Cloninger (2011 VIII): “La evidencia lleva a la conclusión de que los comportamientos cooperativos y altruistas no son solamente subproductos de la competencia, sino que son ingredientes esenciales en la evolución, la ecología y el desarrollo, y son el pegamento que subyace a la capacidad de los primates y los seres humanos para vivir en grupo”.

En los últimos años se ha llevado a cabo trabajo teórico y empírico con el objetivo de crear nuevos modelos explicativos, reafirmar teorías y poner a prueba diversos postulados al respecto del altruismo y la cooperación, lo que ha traído múltiples controversias aún vigentes. En el caso particular de la biología, el problema de la evolución del altruismo y la cooperación constituye un desafío reconocido por Darwin mismo (1859), quien destacó que no resulta para nada obvio cómo es que la selección natural pudo dar origen a comportamientos de tal tipo. Esto es evidente en la llamada “paradoja del altruismo” que puede enunciarse de la siguiente manera:

- a. La selección natural favorece conductas que aumentan el *fitness* del organismo que las emite.
- b. Una conducta altruista es aquella que disminuye el *fitness* del organismo que la emite y aumenta el *fitness* de otros.
- c. La selección natural, por ende, no favorece las conductas altruistas.

Enunciada la paradoja del altruismo, desde un punto de vista adaptativo este comportamiento estaría destinado al fracaso. Darwin reconoció la dificultad de explicar diversos fenómenos de altruismo por selección individual, como la moralidad (Rosas 2007). Igual con la existencia de las castas neutras y la esterilidad de los híbridos en los insectos sociales, dado que, aun siendo estériles, ayudaban a otros miembros de la colonia mediante actos altruistas. Varias fueron las conjeturas que Darwin ofreció para resolver este problema, entre ellas, el establecimiento de relaciones de parentesco y la selección de comunidad (en consecuencia, los machos y hembras fértiles de la misma comunidad prosperan y transmiten a su descendencia fértil una tendencia a producir miembros estériles):

Al considerar las probabilidades de que la selección natural haya entrado en juego para hacer a las especies mutuamente estériles, se verá que la dificultad mayor descansa en la existencia de muchas gradaciones sucesivas, desde la fecundidad un poco disminuida hasta la esterilidad absoluta [...] En los insectos neutros estériles tenemos razones para creer que las modificaciones en conformación y fecundidad se han acumulado lentamente por selección natural, debido a que ha sido proporcionada así, indirectamente, una ventaja a la comunidad a la que pertenece o a otras de la misma especie. Pero un individuo que no pertenece a una comunidad social, por volverse algo estéril al cruzarse con otra variedad, ni obtendría ninguna ventaja él mismo ni proporcionaría indirectamente ventajas a los otros individuos de la misma variedad que condujesen a su conservación. (Darwin 1859; 2009 282)

Un siglo después, W. D. Hamilton (1963; 1964) propone que el comportamiento altruista podría evolucionar por selección natural, mostrando que las consecuencias de un comportamiento presentan repercusiones en sus parientes. En otras palabras, ciertos comportamientos pueden ser favorecidos por su efecto positivo indirecto sobre los familiares que comparten sus genes. Dicho autor propone un modelo más incluyente de interacción entre parientes que permite explicar algunos casos de altruismo, haciendo uso del *coeficiente de relación genética* (definido por Sewall Wright 1942), conocido como *fitness inclusivo*. Trivers (1971) retoma la propuesta de Hamilton y plantea que el comportamiento altruista o cooperativo es un comportamiento condicionado

a la reciprocidad, para así poder tener éxito adaptativo. Según la relación entre costos y beneficios, si existe un intercambio de comportamientos entre dos individuos (no necesariamente emparentados) en el que el beneficio para el receptor es mayor que el costo para el altruista, con el paso del tiempo ambos participantes obtendrán un beneficio neto.

El problema del comportamiento social se refleja también en las tradiciones de la economía experimental (Gintis *et al.* 2008) y en la teoría evolutiva de juegos (Maynard Smith 1982; Axelrod 1984, 2004), en donde el dilema del prisionero ha ofrecido un potente marco matemático para modelar el problema de la cooperación (Hammerstein 1998).

Ahora bien, sin dejar de lado las cruciales contribuciones de Hamilton, Trivers y otros al respecto de las explicaciones sobre el origen del altruismo y la cooperación; es importante resaltar que en las últimas décadas biólogos evolutivos, primatólogos, antropólogos y científicos sociales han recabado datos sobre el comportamiento altruista en muchas especies de animales (así como en las sociedades humanas) que no se ajustan a los modelos de la selección de parentesco o *fitness inclusivo* (e.g. Clutton-Brock 2002). Diversos autores han venido enriqueciendo y cuestionando los postulados clásicos que priorizan un análisis puramente cuantitativo de la relación costo-beneficio de las interacciones altruistas, vistas desde el nivel genético. Por ejemplo, Calcott (2008), Sterelny (2012) y Gordon (2013) proponen modificar la forma en que se ha abordado el problema, trascendiendo el genocentrismo propio de las aproximaciones clásicas para considerar la forma en que se establecen la acción colectiva y las interacciones de los organismos con su entorno, ello en niveles superiores de organización. Un paso más allá, MacKinnon y Fuentes (2012) sugieren que el altruismo, más que ser resultado de presiones selectivas específicas, puede ser comprendido como una propiedad emergente de las interacciones cooperativas entre organismos en su actividad constructiva cotidiana (en el sentido defendido por la Teoría de construcción de nicho; cf. Odling-Smee, Laland, y Feldman, 2003; Laland y O'Brien 2012). En la siguiente sección exponemos las características principales de la aproximación clásica y en las posteriores abundamos en las nuevas propuestas que, a nuestro modo de ver, complementan a los modelos tradicionales.

2. LOS MODELOS CLÁSICOS Y LA ADMINISTRACIÓN DEL BENEFICIO

Desde la propuesta de Hamilton la adecuación biológica se comprende mejor si, en lugar de tener en cuenta el número de descendientes directos (hijos), se

considera el número de copias de un gen que se transmite a las generaciones siguientes. En este sentido, un individuo puede maximizar su *fitness* pasando sus genes a las siguientes generaciones de forma indirecta, invirtiendo en la reproducción de los parientes con quienes comparte sus mismos genes. Según la regla de Hamilton, entre más alto sea el coeficiente de relación genético entre dos individuos, más alta será la frecuencia de comportamientos altruistas entre ellos y más baja será la tasa de agresión. Apoyado en Hamilton, West *et al.* (2007) clasifican las explicaciones teóricas de la evolución del comportamiento social en dos categorías:

I. Beneficios directos de *fitness*: el beneficio del comportamiento para el organismo es mayor que el costo que conlleva su emisión. Esto es posible cuando los individuos tienen un interés común en cooperar que involucra, por ejemplo, una mayor tasa de supervivencia o un mejor aprovechamiento de los recursos (lo que puede llevar a que un organismo favorezca la reproducción de otros no emparentados para así aumentar el tamaño del grupo). También puede haber un beneficio directo cuando se establecen mecanismos para garantizar la cooperación; por ejemplo, recompensar a los que colaboran o castigar a los tramposos (Trivers 1971; Henrich & Boyd 2001).

II. Beneficios indirectos de *fitness*: el emisor se beneficia indirectamente cuando su comportamiento favorece la reproducción de otros individuos que llevan parte de sus genes (Hamilton 1964). La forma más simple en que esto podría ocurrir es si los genes son idénticos por descendencia: ayudando a un familiar cercano a reproducirse un organismo favorece la transmisión de sus propios genes a la siguiente generación, aunque de manera indirecta. Hamilton (1964) señaló que esto podría ocurrir a través de dos mecanismos: por medio de la discriminación de parentesco, que es cuando el beneficio se dirige preferentemente hacia parientes. También por una dispersión limitada, lo que mantiene a los familiares juntos y permite que la cooperación sea dirigida de forma indiscriminada hacia todos los vecinos. Otra manera de generar beneficio indirecto se presenta cuando la cooperación es orientada a individuos no emparentados que comparten el mismo gen cooperativo, lo que se conoce como “el mecanismo de la barba verde”, donde un gen (o un número de genes estrechamente vinculados) hace que el comportamiento cooperativo pueda ser reconocido por otros individuos (Keller & Ross 1998).

En esta perspectiva y desde un punto de vista evolutivo, se entiende que un comportamiento social debe tener consecuencias sobre la aptitud tanto del individuo que lo realiza como del individuo que lo recibe (West *et al.* 2007), siendo el objetivo principal comprender cómo, a partir de ello, los individuos maximizan su *fitness*.

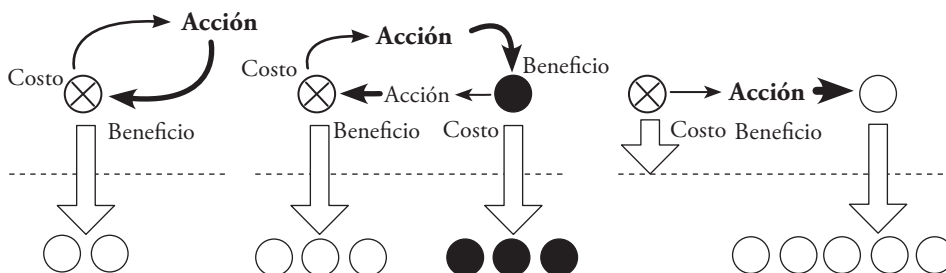


Figura 1. Distribución de los beneficios. A la izquierda un individuo (X) no interactúa con nadie. Se lleva a cabo una acción, aunque implica un costo de emisión, le devuelve un mayor beneficio (representado por el tamaño de las flechas) al redituárle con dos descendientes (círculos por debajo de la línea punteada). En el centro, dos individuos interactúan y de sus acciones se generan beneficios directos para ambos. En este caso, uno de ellos lleva a cabo una acción costosa para él y ventajosa para el otro, quien, paga (retribuye) al otro individuo con otra acción. Aquí el beneficio para cada uno resulta de las acciones del otro individuo y las ventajas son mayores que en el primer caso (tres descendientes). A la derecha, un individuo (X) realiza una acción costosa que no le reditúa ningún beneficio directo (no deja descendencia). Sin embargo, el individuo que recibe el beneficio (sin color) aumenta su descendencia por la interacción. Tomado y modificado de Calcott (2006).

Al analizar la figura 1, vemos la representación de los beneficios directos que se obtienen si se lleva a cabo algún tipo de acción; el resultado es un cambio en el *fitness* de los interactores. En este sentido, al conocer los costos de las acciones que realizan los individuos es posible calcular los cambios resultantes en la distribución de los beneficios. Un punto a tener en cuenta es que este tipo de esquema, que podría ser representado bajo una matriz de pago, no nos dice nada acerca de cómo se genera la acción. Su objetivo es meramente identificar cómo se distribuye el beneficio a través de los individuos que participan en una interacción, indicando quién paga los costos y quién recibe los beneficios. Este tipo de modelos abstraen los resultados de la interacción pero dejan fuera detalles importantes de la forma en que las interacciones mismas tienen lugar. Por ejemplo, en una matriz de pagos (al estilo del dilema del prisionero), se define la distribución del beneficio como resultado de una estrategia (o acción) llevada a cabo por los individuos en el juego. El punto es que a partir de esta herramienta no se exploran diferentes soluciones al problema crucial de cómo mantener la cooperación, solo es posible ver algunas formas en las que se cambian, reinterpretan o redistribuyen los beneficios o utilidades entre los jugadores. En otras palabras, esta perspectiva no proporciona ningún detalle acerca de cómo se generan las interacciones que acarrearán un beneficio mutuo entre individuos. Además, no se ocupa de ninguna habilidad adicional que los

individuos puedan necesitar a fin de garantizar la participación en actividades colectivas (Calcott 2006).

Efectos sobre el emisor		Efecto sobre el receptor	
		+	-
+	Beneficio Mutuo (Cooperación)		Egoísmo
-	Altruismo		Rencor

En este esquema se denomina “egoísmo” al comportamiento que es beneficioso para el emisor y costoso para el receptor (+/-) y “altruismo” a aquel que es costoso para el emisor y beneficioso para el receptor (-/+). Cuando un comportamiento es costoso para el emisor y para el receptor (-/-), se dice que existe una conducta “rencorosa”, donde ninguno de los individuos que interactúa se beneficia. La interacción que da como resultado un beneficio para el emisor y receptor (+/+) se entiende como cooperativa. Para algunos investigadores, esta interacción es la que presenta mayor ambigüedad, dado que la cooperación se refiere aquí a un comportamiento que aumenta la aptitud de los demás, independientemente del efecto que pueda causar al emisor, lo que podría llevar a entender cooperación como un sinónimo de altruismo. Siguiendo esta discusión West *et al.* (2007) sugieren nombrar a esta interacción como “beneficio mutuo” o “mutualismo”.

2.1. Cooperación y administración de beneficio

El concepto de cooperación es uno de los que se presta a mayor confusión en la literatura académica sobre comportamiento social (West *et al.* 2007). Siguiendo lo señalado arriba, se define a la cooperación como aquel comportamiento que resulta benéfico tanto para el emisor como para el receptor; este uso implica que la cooperación (y cualquier otra conducta social) siempre sea entendida en términos de sus beneficios directos sobre el *fitness*. De entrada, esto es coherente con los postulados de Trivers (1985) y Lehmann y Keller (2006). Sin embargo, otros emplean el término ‘cooperación’ para referirse, de manera más general, a cualquier comportamiento que resulte benéfico para el destinatario, independientemente de sus efectos sobre el emisor (Hamilton 1964; Axelrod & Hamilton 1981; West *et al.* 2007). En estas propuestas, el altruismo sería un *tipo* de cooperación. Esta pluralidad en el uso de los términos genera confusión a la hora de comparar los diversos modelos teóricos; por lo que en este artículo nos inclinamos por la noción que establece que, en términos de administración, la cooperación resulta benéfica para todos los implicados (+/+).

Aunado a lo anterior, podemos ver también que una definición de altruismo y cooperación, planteada puramente en términos de la relación beneficio/costo (como las preferidas por los modelos clásicos que se concentran en el problema de la administración del beneficio surgido de las interacciones sociales, cf. Hamilton (1964), Trivers (1971), Axelrod y Hamilton (1981)), resulta demasiado amplia y no permite diferenciar entre instancias que intuitivamente se aceptarían como ejemplos de cooperación (+/+) y aquellas donde, aunque ambos individuos se vean beneficiados (+/+), no se estaría dispuesto a considerarlas como una instancia genuina de este fenómeno. Por ejemplo, la mariposa búho (*Caligo Sp.*) muestra en sus alas un patrón que asemeja dos grandes ocelos cuando se ve amenazada por un predador. Ella extiende totalmente sus alas aparentando la cabeza de un búho, lo que ahuyenta a las aves depredadoras. Algunas especies del género *Caligo* presentan hábitos gregarios, por lo que se podría dar una situación en la que dos mariposas que se encuentren próximas se vean amenazadas por un mismo predador; imagínese que solo una de ellas percibe su presencia e inmediatamente extiende las alas, con lo que logra alejarlo.

Analizando dicha situación desde la perspectiva de administración del beneficio, se observa que ambas mariposas se ven favorecidas con la huida del predador al no ser comidas ((+/+) beneficio mutuo), por lo que se cumple el criterio cuantitativo para ser considerada como un ejemplo de cooperación. Sin embargo, hay algo en la situación que intuitivamente nos lleva a rechazar la posibilidad de que esto cuente como interacción cooperativa. Se podría argumentar que, por ejemplo, dado que solo una de las mariposas reaccionó ante la presencia del predador, en realidad ellas no están cooperando. No obstante, exigir que los dos individuos implicados en una interacción social actúen al unísono tampoco conlleva, necesariamente, a que esa situación merezca ser llamada cooperación. Retomando el mismo ejemplo, imagínese que ambas mariposas perciben al depredador y extienden sus alas, causando que este se aleje. De nuevo, nos encontramos ante una situación donde ambos individuos se benefician (+/+) y en la que, además, hay una acción de parte de cada una de ellas; sin embargo, aquí también hay algo que intuitivamente nos lleva rechazar este hecho como un caso de cooperación. Es importante observar que, en ambos casos, la conducta de despliegue de las alas es una respuesta a la proximidad del predador, no a lo que hace la otra mariposa. Dicho de otro modo, si las mariposas se encontraran aisladas una de otra, sería de esperar que actuaran de la misma forma.

Si lo dicho hasta aquí es correcto, se hace evidente la necesidad de trascender el análisis beneficio/costo de las interacciones sociales para considerar aspectos estructurales concretos de ese tipo de escenarios y comprender así cómo es que

ese beneficio de hecho se genera para solo, posteriormente, ser repartido entre los agentes implicados en la interacción. Perfilar una comprensión de altruismo y cooperación en estos términos será el objetivo de la siguiente sección.

3. COORDINACIÓN, COOPERACIÓN Y GENERACIÓN DE BENEFICIO

Una de las cuestiones centrales en esta discusión pasa por determinar cuál es la mejor forma de comprender la relación entre los conceptos de altruismo y cooperación. Sin embargo, no queda claro que exista un consenso sólido sobre este tema. Algunos autores parecen entender estos dos términos como si fueran equivalentes, mientras que otros establecen distinciones que no siempre son compatibles. Tomasello (2009), por ejemplo, a partir de su investigación sobre el comportamiento social de chimpancés y humanos, entiende al altruismo como el sacrificio que realiza un individuo en favor de otro y a la cooperación como un fenómeno donde varios individuos trabajan juntos persiguiendo un beneficio común (una especie de acuerdo entre las partes). En el mismo sentido, de Waal (2014) define al altruismo como un comportamiento que tiene un costo para quien lo emite (por ejemplo, correr un riesgo o gastar energía) pero genera un beneficio para quien lo recibe y a la cooperación como “el actuar voluntario y conjunto de dos o más individuos que produce, o podría potencialmente producir, una situación final que beneficia a uno, a ambos o a todos los involucrados en una forma que no pudo haber sido alcanzada individualmente” (Brosnan & de Waal 2002). Dugatkin (1997), reconociendo que la explicación de la conducta social constituye un gran reto para las ciencias, entiende a la cooperación como el resultado de la interacción entre individuos quienes, más allá de los costos potenciales que sus acciones podrían acarrearles, obtienen un beneficio en tanto grupo por medio de algún tipo de acción colectiva. De forma similar, Gordon (2013) defiende que comprender qué es la cooperación equivale a comprender cómo es que los individuos construyen grupos. Sterenly (2012) y Calcott (2008) sugieren que el problema central de la cooperación es la coordinación, es decir, cómo se organiza la acción colectiva para que genere un beneficio. Por su parte, MacKinnon y Fuentes (2011), refiriéndose a homínidos, sostienen que “la cooperación puede ser más generalmente definida como interacciones sociales que tienen costos para el emisor y benefician a otros coespecíficos” (125) y en donde “acciones altruistas emergen como un subproducto de las adaptaciones fisiológicas y conductuales necesarias para negociar efectivamente redes sociales de alto nivel y complejidad” (128).

Con este espíritu de recapitulación, Silk (2007) recoge las definiciones de cooperación ofrecidas por diversos autores:

Cooperation means different things to different people. Boyd and Richerson (2006) define cooperation as “costly behavior performed by one individual that increases the payoff of others.” In contrast, Noë (2006) suggests that we use the word cooperation “for all interactions or series of interactions that, as a rule (or ‘on average’), result in net gain for all participants. The term includes all other terms that have been used for mutually rewarding interactions and relationships: reciprocity, reciprocal altruism, mutualism, symbiosis, collective action and so forth.” Sachs et al.’s definition focuses on the behaviors that benefit others, regardless of the effect on the actor (Sachs *et al.*, 2004). Bronstein (2003) differentiates between mutually beneficial interactions with members of the same species and members of other species. She applies the term cooperation to the former and mutualism to the latter [...] Stevens and Hauser (2004) adopt Clements and Stephens’s (1995) definition of cooperation as “joint action for mutual benefit.” There is one common element of all these definitions of cooperation: benefits are provided to other conspecifics, but no consensus about the impact on the actor (Silk 2007 3)

Teniendo en cuenta lo anterior, es posible extraer ciertos acuerdos relativos sobre las características fundamentales que definen aquello que cuenta como altruismo y aquello que cuenta como cooperación:

- **Altruismo:** es una acción puntual, particular, que *siempre* conlleva un costo significativo para quien la emite y una ganancia para aquel o aquellos sobre los que la acción recae.
- **Cooperación:** es un *conjunto de acciones coordinadas* en las que dos o más individuos interactúan para obtener un beneficio *mutuo*.

Es importante enfatizar que, aunque la definición de altruismo aquí esbozada es muy cercana a la propuesta clásica (que lo entiende a partir de la administración del beneficio como un comportamiento que implica un costo para quien lo emite y provoca un beneficio para otro individuo, (-/+)), se considera innecesario limitar el análisis beneficio/costo a la noción clásica de *fitness* (que se entiende exclusivamente en términos de éxito reproductivo y genes legados a generaciones futuras). En este sentido, investigadores como MacKinnon y Fuentes (2011) ya consideran la posibilidad de que “múltiples instancias de altruismo puedan ser experimentadas a través del tiempo de vida de los individuos sin costos efectivamente negativos sobre el *fitness*” (127).

Ahora bien, con respecto a la cooperación y como se viene discutiendo desde el apartado anterior, resulta útil comprender este fenómeno de forma más amplia, a partir del proceso de generación del beneficio y en donde la administración de este es solo una parte. En este sentido, mientras que el altruismo se define en términos de acciones independientes y no necesariamente conec-

tadas, la cooperación es entendida como una serie de interacciones (es decir, como un conjunto de acciones relacionadas de un modo determinado) que requiere, como mínimo, que los organismos *coordinen* sus acciones para la obtención de un beneficio mutuo. La noción de *coordinación* resulta central en trabajos recientes de autores como Sterelny (2013, 2014), Calcott (2006, 2008) y Gordon (2013, 2014), aunque ninguno de ellos la ha formulado de forma explícita. Proponemos la siguiente definición mínima:

- **Coordinación:** Dos o más individuos coordinan sus acciones cuando lo que hace uno depende de las acciones realizadas por los otros y, a su vez, repercute sobre estas.

Tal y como está planteada, esta caracterización mínima de la coordinación deja abierta la posibilidad de que existan ciertas acciones coordinadas que no son cooperativas. Esto es evidente en la competencia por los recursos entre los miembros de ciertas especies, siempre y cuando sus patrones de consumo sean sensibles a las estrategias de forrajeo seguidas por otros. Por ejemplo, Clayton, Emery y Dickinson (2006) han demostrado experimentalmente que los arrendajos californianos (*Aphelocoma californica*, conocidos en inglés como *western scrub jays*), así como otros córvidos (que han sido ampliamente estudiados por su sofisticación cognitiva y gran capacidad de memoria), varían sus comportamientos de ocultamiento y recuperación de alimento dependiendo de las circunstancias de su entorno: cuando un arrendajo se ve obligado a almacenar semillas en la presencia de alguna otra ave (que lo pueda observar y robar su alimento), tenderá a reubicarlo cuando se encuentre solo. Aquí la competencia no consiste solo en consumir individualmente la mayor cantidad de recursos posibles, sino que el comportamiento de cada ave es altamente sensible a lo que hacen sus coespecíficos y, a su vez, repercute sobre ellos. Otro ejemplo de acciones coordinadas no cooperativas es el tipo de interacción que se suele establecerse entre un cazador y su presa. Sin embargo, estos casos no se entienden como cooperativos puesto que no se busca en ellos la obtención de beneficio para todos los implicados en la acción, sino la ventaja propia. Así, podemos decir que toda cooperación requiere necesariamente de coordinación, pero no toda coordinación acarrea cooperación.

Por otro lado, al introducir la coordinación y generación del beneficio en el estudio de la cooperación es importante tener presente que “el beneficio se genera como resultado de la interacción de las partes (los individuos de nivel inferior) y su organización (la forma en que interactúan unos con otros)” Calcott (2006 89), lo que nos lleva a preguntar cómo se establecen estas interacciones, qué elementos las definen y cuál es su papel en la organización del mundo biológico. Esclarecer esto debería reforzar la explicación evolutiva de

por qué el estar en grupo genera mayor beneficio a los individuos que actuar de manera individual. En este sentido, el hecho de que los organismos se agrupen debe garantizarles que obtendrán mayores beneficios que si actuaran solos. Para que las interacciones cooperativas sean viables, los individuos deben, en principio, ganar algo de estas interacciones; lo que no equivale a decir que estar en grupo resulte siempre ventajoso (por ejemplo, agruparse facilita la propagación de enfermedades, Krause y Ruxton 2002 Carranza 1997), sino solo que tiende a acarrear mayores ventajas que desventajas. Por ejemplo, unirse a un grupo puede reducir significativamente los costos energéticos causados por la resistencia del aire o el agua (como en la formación de bandadas o cardúmenes) y estar muy juntos puede favorecer el aumento de temperatura, generar una defensa más efectiva contra los depredadores, etc. De otro lado, la ventaja numérica puede proporcionar beneficios no lineales en el combate: una superioridad numérica, independientemente de la capacidad de lucha, puede jugar un papel importante en la resolución de una disputa (Calcott 2006, 2008). Además, el estar en grupo reduce el riesgo y mejora la optimización de la búsqueda de alimento.

Ahora bien, si estar en grupo resulta más conveniente que actuar de manera solitaria, es necesario, entonces, determinar si todo beneficio producto del agrupamiento puede ser considerado como resultado de la cooperación. En este sentido, habría de ser claro que aquellos casos en que el beneficio resulte del solo agrupamiento, sin que esté implicado un proceso de coordinación entre las acciones de los individuos, no podrían ser considerados como instancias de cooperación, dado que no cumplirían con el *criterio de coordinación* expuesto anteriormente. Considérese, por ejemplo, a los rumiantes que se congregan para pastar juntos; en estos casos, del hecho de agregarse, cada individuo se ve beneficiado al reducir su riesgo de ser atacado por un predador, ya que, de estar pastando solo, sería mucho más probable que aquel dirigiera su atención sobre este (mientras que, al estar en grupo, la probabilidad de ser atacado se distribuye entre todos los individuos congregados). En estos casos es evidente que cada animal se ve beneficiado al estar en grupo; sin embargo, también es claro que, al menos en lo que tiene que ver con su conducta alimentaria, no hay coordinación entre sus acciones y las de aquellos que se encuentran pastando junto a él. Si lo anteriormente dicho es correcto, el *criterio de coordinación* permitiría discriminar aquellos casos de generación colectiva de beneficio que cuenta como cooperación de aquellos donde el beneficio es un resultado directo del solo hecho de agregarse. Desde esta definición, es claro que la coordinación es un aspecto central de la cooperación.

Ahora bien, no se puede desconocer que para que se logre generación de beneficio a través de acciones colectivas coordinadas se requiere de la presencia de

ciertos mecanismos fundamentales, entre los que se destacan la comunicación y la división de trabajo.

4. MECANISMOS QUE POSIBILITAN LA COORDINACIÓN Y LA COOPERACIÓN

Para comprender el problema de la cooperación desde la generación de beneficio se debe tener en cuenta la existencia de las capacidades de comunicación y división del trabajo, que resultan necesarias para la creación de un entorno cooperativo. Calcott (2006) destaca algunos elementos de comunicación que permiten a los individuos generar beneficio de manera colectiva, como la diferenciación interna, la plasticidad comportamental y la sensibilidad a las señales locales procedentes de otros miembros del grupo. De igual forma, Sterelny (2014), al referirse a la evolución de la cooperación, señala la importancia de mecanismos como la especialización y la división del trabajo:

Some forms of profitable collective action require only minimal coordination—that agents assemble at the same time and place, and are focused on the same task. But others demand some division of labor and role specialization. It is for this reason that power scavenging very likely evolved before systematic hunting. For power scavenging requires only minimal coordination: a noisy mob can drive a solitary carnivore from a kill, but systematic hunting often requires planning, coordination, and a division of labor (267).

Veamos, de forma breve, cuál es la importancia de la comunicación y la división del trabajo como mecanismos que subyacen a la acción colectiva coordinada. El examen no es exhaustivo, pero permite enunciar algunas cuestiones generales al respecto que resultan relevantes para la presente discusión.

4.1. La comunicación

La comunicación es definida en palabras de Sperber y Wilson (1994) como:

[...] un proceso que implica la existencia de dos dispositivos de procesamiento de la información. Uno de los dispositivos modifica el entorno físico del otro. En consecuencia, el segundo dispositivo construye unas representaciones semejantes a las que ya estaban almacenadas en el primero. [...] El estudio de la comunicación suscita dos cuestiones importantes: en primer lugar, qué se comunica, y en segundo lugar, como se consigue la comunicación (11).

Dada esta definición, en sentido biológico se asume que para lograr acciones colectivas coordinadas se requiere de un proceso de transmisión de informa-

ción entre organismos, alterando el estado de conocimiento del que recibe la información. Para Maynard Smith y Szathmáry (1995) la comunicación (*i.e.* el almacenamiento, la transmisión y la traducción de la información) han jugado un papel fundamental en las explicaciones de grandes transiciones evolutivas. Además, son varias las investigaciones empíricas sobre el comportamiento cooperativo que indican la importancia de la comunicación para lograr la cooperación; se destacan investigaciones con bacterias donde se exploran algunos mecanismos de comunicación y reconocimiento celular (Diggle *et al.* 2007; Benjamin & Nowak 2013). De igual forma, varias son las investigaciones relacionadas con señales y gestos en aves y mamíferos (Dawkins & Krebs 1978; Maynard Smith & Harper 2003).

Continuando con la conceptualización alrededor de la generación de beneficio, vale la pena resaltar el proceso de señalización como una disposición comunicativa esencial para la cooperación, entendiendo señal como una característica del entorno que puede ser utilizada por un organismo como una guía para su comportamiento. En palabras de Maynard Smith y Harper (2003), una señal es un comportamiento que altera el funcionamiento de otro organismo y es una adaptación evolutiva. Las señales pueden afectar el comportamiento y las respuestas de los individuos en un grupo si y solo si, los individuos son sensibles a las señales dadas por otros o a los cambios de su medio ambiente local. El reconocimiento de señales se hace evidente en los animales en los procesos de caza grupal, dado que los organismos generan y cambian sus estrategias basados no solo en las señales locales, sino también y fundamentalmente en la información de los otros cazadores. Por lo tanto, el éxito en la generación de beneficio depende del reconocimiento y transmisión fiel de la información⁶

En este sentido, Tomasello (2014), retomando la propuesta de Maynard Smith y Szathmáry (1995), nos dice:

The most recent major transition, in this account, was the emergence of human cooperative societies (cultures) structured by linguistic communication. Our ultimate goal is to give an account of this emergence, with a specific focus on the new forms of thinking that it engendered. But we cannot go directly from competitive great ape societies to cooperative human cultures in one giant leap. The problem is that there are thousands of human cultures, and each of them has conventionalized, normativized, and institutionalized a particular set of cultural and communicative practices (32).

6 Noë (1995 2003) argumenta que el proceso de señalización es esencial y facilita la cooperación. Sin embargo, hace notar que este proceso genera un nuevo dilema y es el problema de la señalización honesta, problema que ha sido estudiado ampliamente en el contexto de la selección sexual.

Aunque sus investigaciones están centradas en primates, Tomasello (1999, 2008, 2014) reconoce que la comunicación juega un papel clave en la evolución de la cooperación en sociedades de *homo sapiens*. Este autor sostiene que los aspectos fundamentales de la comunicación, específicamente humana, son adaptaciones biológicas para la interacción social cooperativa en general y que su dimensión exclusivamente lingüística está constituida por convenciones y construcciones culturales creadas y transmitidas en el seno de determinados grupos culturales. En relación a esta situación, es importante enfatizar que no todo proceso comunicativo es equivalente a cooperación; como criterio para discriminar el tipo de comunicación se requiere un ambiente cooperativo y (en consonancia con las definiciones dadas anteriormente) de interacciones colectivas coordinadas que lleven a la generación de beneficio mutuo para los individuos que interactúan.

4.2. División del trabajo

La división del trabajo⁷, lejos de ser un evento reciente en la evolución de la vida, se presenta cuando surge la especialización de las unidades o partes (Maynard Smith & Szathmáry 1995). En un principio, uno puede imaginar un mundo de entidades biológicas multifuncionales autosuficientes que dieron paso a entidades especializadas que debieron asociarse para subsistir. Si se está interesado en conocer las condiciones propicias para una transición de la conducta individual independiente a las interacciones cooperativas, entonces es importante conocer aquellos mecanismos que se requieren en un grupo para llevar a cabo acciones coordinadas. En palabras de Sterenly *et al.* (2013) “Groups become new evolutionary individuals as the members of those groups go through an evolutionary transition from independence through contingent cooperation to mandatory cooperation” (5). La división del trabajo entre un grupo de especialistas es un evento que se hace presente en las múltiples funciones de la organización celular, en los organismos unicelulares, multicelulares y hasta en sociedades animales especializadas (hormigas, abejas y seres humanos). Cada organismo tiene múltiples componentes (moléculas, células, segmentos, órganos, etc.) y la historia evolutiva de estos se ha caracterizado por la diferenciación, modularidad y la especialización de funciones; dichos procesos de división del trabajo también puede ocurrir entre organismos dentro de una población y requiere de disposiciones comunicativas.

7 Hart (2013) defiende que es importante diferenciar entre división del trabajo (*division of labour*) y subdivisión de tarea (*task partitioning*), argumentando que este último concepto permite capturar algunos elementos de la organización de la actividad en algunas colonias de insectos que quedarían de lado si solo se analizaran a partir de la noción de división del trabajo.

Por ejemplo, las volvocales, un grupo de algas que ha recibido mucha atención por parte de los investigadores, son consideradas el prototipo de la diferenciación y división del trabajo; ellas ilustran un posible camino que va desde los organismos unicelulares, pasando por células independientes, hasta organismos formados por células interdependientes (Calcott & Sterelny 2011, Margulis & Dolan 2002, Maynard Smith & Szathmáry 1995). Volvox, uno de los géneros más complejos de volvocales, ha cruzado el límite entre colonialismo y verdadera pluricelularidad, dado que presenta diferenciación celular que en algunas especies llevó a la especialización reproductiva (Margulis & Dolan 2002).

Este mismo principio se ilustra en las castas de insectos. Wilson (1975) y Jaisson (2000) muestran que hay una división del trabajo a nivel de la reproducción, limpieza de colonia, forrajeo entre otras. Vale la pena mencionar que en las sociedades animales la división del trabajo no es necesariamente rígida; como documenta Gordon (2013), las hormigas pueden variar sus tareas de acuerdo a las condiciones cambiantes de sus ambientes: demografía, clima, disponibilidad de alimento, ciclo de vida, etc.

En síntesis, se asume a la coordinación como condición de posibilidad de la cooperación. Sin embargo, han estado presentes a lo largo de la historia de la vida, otros mecanismos fundamentales que la posibilitan, tales como la comunicación y la división del trabajo.

5. FUTURAS EXPLICACIONES SOBRE EL COMPORTAMIENTO SOCIAL

We need people who are rewarded for collecting data and people who are rewarded for reflecting, sometimes quite speculatively, on what it all means [...]. The academy should not be seen as a collection of isolated intellectual fiefdoms but as a constellation of research methods and traditions that can collectively contribute to understanding the world and our place in it (Prinz 2008 207).

Como último punto de este artículo, señalamos un posible camino para futuras investigaciones sobre la evolución del altruismo y la cooperación. En la literatura se encuentran diversos intentos por establecer modelos explicativos que den cuenta de la evolución de dichos fenómenos y su relación. Como vimos arriba, el desarrollo de modelos matemáticos formales ha desempeñado un papel fundamental en esta dirección, dado que permiten capturar las relaciones de dependencia entre ciertos factores clave como el parentesco, la tasa de migración y el mantenimiento de las interacciones cooperativas en una

población (por ejemplo, Axelrod & Hamilton 1981; Boyd & Richerson 1985; Boyd *et al.* 2003, entre otros). También resultan muy útiles porque presentan un amplio margen de generalización, dada su capacidad de producir predicciones a partir de la abstracción del comportamiento y sus mecanismos, lo que permite el análisis y aplicación de conceptos tan importantes como el de *fitness*. Sin embargo, y este es el punto crucial que hemos venido señalando, los modelos formales existentes dejan de lado el establecimiento de las interacciones y se concentran en el análisis de los costos y pagos que entrañan para los individuos sus acciones cooperativas, con lo que se explica cómo se distribuye el beneficio, pero no cómo se genera. En un intento de superar estas limitaciones, Calcott (2008) propone desarrollar modelos que incluyan la forma en que se organiza la acción colectiva y permitan describir la complejidad de las interacciones:

We can easily imagine situations in which cooperation occurs and the details of how benefit is generated are much simpler. In these cases, there would be a lot less to explain. But if we focus solely on the final distribution of benefit, then the difference between such simple cases of cooperation and the kind of rich, coordinated, differentiated actions in the bank heist is obscured. It is not simply that one case has more cooperation than the other; there are qualitative differences that are not captured by models concerned solely with the distribution of benefit. Explaining how benefit is generated captures exactly this kind of missing detail (2008 183).

Otro punto a considerar en la estructura de los modelos formales clásicos es que obligan a considerar a los organismos como separados de un grupo. Por ello, no involucran las interacciones ecológicas de los individuos al interior del grupo y con su medio ambiente, dejando de lado aspectos tan importantes como las complejas relaciones sociales (Gordon 2013). Sumado a ello, los estudios empíricos sobre la cooperación en diversos grupos de animales revelan redes de interacciones que no son fáciles de enmarcar en modelos como los que presenta la teoría evolutiva de juegos.

Consideramos que los modelos futuros sobre cooperación deben tener como problema rector la generación de beneficio, sin desconocer la importancia y trascendencia de la pregunta por la administración de beneficio. Como hemos señalado a lo largo de estas páginas, para conocer cómo se genera el beneficio se requiere entender cómo se coordinan las acciones, el tipo de comunicación requerido y en algunos casos la especialización y división del trabajo entre los individuos que interactúan. El problema de la coordinación y la distribución en conjunto proporcionan el material para una teoría extendida sobre la evolución de la cooperación y el altruismo:

Coordination and distribution together provide the subject matter for an evolutionary theory of cooperation/altruism. It is important to appreciate that both are interesting and complicated subjects in their own right and even more interesting and complicated when they interact with each other. Historically, interest in distribution has tended to overshadow interest in coordination (Wilson 2011 225).

Defendemos entonces que es necesario distinguir entre administración y generación del beneficio, ya que existen diferencias cualitativas en las interacciones sociales que no son capturadas por los modelos formales disponibles (como la regla de Hamilton, el dilema del prisionero o la estrategia TFT), por lo que resulta imperativo desarrollar modelos que se centren en el análisis de los factores que intervienen en la generación del beneficio. En este sentido se enmarcan trabajos como los de Gordon (2013) y de Mackinnon y Fuentes (2012) en donde la pregunta por la evolución de la cooperación y el altruismo deja de estar en función de la relación costo/beneficio analizada bajo el fin estratégico de maximización de *fitness*; aquí los problemas tienen que ver más con la forma como se organiza la acción colectiva, de qué manera se genera un beneficio y qué mecanismos originan dichos comportamientos.

Ahora bien, la generación de beneficio debe cimentarse no solo teóricamente, también desde un riguroso trabajo experimental (Noë 2006). Para ello es necesario prestar mayor atención a las investigaciones empíricas sobre el comportamiento social que están teniendo lugar en la actualidad. Esto se justifica con el hecho de que muchas de las preguntas prominentes de la filosofía de la ciencia pueden beneficiarse de una inmersión profunda en la investigación de campo, al tiempo que el trabajo empírico puede sacar enorme provecho del rigor conceptual propio de los análisis filosóficos.

6. CONCLUSIÓN

Persisten en la literatura los intentos de establecer modelos explicativos que den cuenta de la evolución del altruismo y la cooperación. Por un lado, encontramos las explicaciones que tienen como eje la administración del beneficio propio de las interacciones sociales y, por otro, las explicaciones encaminadas a entender cómo es que este se genera. En este artículo se pone de manifiesto que estos dos tipos de explicaciones no se contraponen. Sin embargo, esta disposición afecta la comprensión del comportamiento social: es claro que la rentabilidad de las acciones y los tipos de interacciones que los individuos establecen, en parte, están determinados por la estructura de pagos. No obstante, si también prestamos atención al proceso de la generación del beneficio y la

comprensión de las diferencias cualitativas de la cooperación, se podría lograr una visión más compleja y completa del comportamiento social. Al centrarnos únicamente en el estudio de la distribución final del beneficio ignoramos la importancia del establecimiento de las interacciones de la acción coordinada, así como de los mecanismos que subyacen a este comportamiento. Modelos que involucren las dos perspectivas resultarán, seguramente, en explicaciones más completas de fenómenos tales como la cooperación y el altruismo.

TRABAJOS CITADOS

- Axelrod, Robert. *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books. 1984.
- Axelrod, Robert & Hamilton, William. "The Evolution of Cooperation". *Science*. 211 (1981): 1390-1396.
- Benjamin, Allen & Nowak, Martin. "Cooperation and the Fate of Microbial Societies". *Journal of biology* 11. 4 (2013): e1001549.
- Boyd, Richard., Gintis, Herbert., Bowles, Samuel., & Richerson Peter. "The evolution of altruistic punishment". *National Academy of Sciences of the United States of America*, 100.6, (2003): 3531-3535.
- Boyd, Robert & Richerson, Peter. *Culture and the evolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press. 1985.
- Brosnan, Sarah., & de Waal, Frans. "Una respuesta sencilla para el trueque en los chimpancés (Pan troglodytes)". *Primates* 46 (2005): 173-182.
- Calcott, Brett & Sterelny, Kim. *The Major Transitions in Evolution Revisited*, USA: MIT Press, 2011.
- Calcott, Brett. *Transitions in Biological Organization*. Tesis para optar al título de Doctor en filosofía de la Australian National University. 2006.
- _____. The other cooperation problem: Generating benefit. *Biology and Philosophy*. 23, (2008): 179-203.
- Carranza, Juan. *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. España. Universidad Extremadura, 1997.
- Clayton, Nicola., Emery, Nathan., & Dickinson, Anthony. "The rationality of animal memory: Complex caching strategies of western scrub" (pp. 197-216), en S. Hurley y M. Nudds (Eds.), *Rational Animals?* New York: Oxford University Press, 2006.
- Clutton-Brock Timoteo. "Breeding together: kin selection, reciprocity and mutualism in cooperative animal societies". *Science* 296 (2002): 69-72.

- Darwin, Charles. *El origen de las especies por medio de la selección natural*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Academia Mexicana de Ciencia, 1859/2009.
- Dawkins, Richard., & Krebs, John. (1978). "Animal signals: information or manipulation". *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. (1978): 282–309.
- De Waal, Franz. *La edad de la empatía: ¿Somos altruistas por naturaleza?* México: Tusquets, 2011.
- Diggie, Stephen., Griffin, Ashleigh., Campbell, Genevieve., & West Stuart. (2007). "Cooperation and conflict in quorum-sensing bacterial populations". *Nature*, 450 (7168); 411-414.
- Dugatkin, Lee. *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*. Oxford: Oxford University Press, 1997.
- Gintis, Herbert., Henrich, Joseph., Bowles, Samuel., Boyd, Robert., & Fehr, Ernst., "Strong reciprocity and the roots of human morality". *Social Justice Research* 21 (2) (2008): 241-253.
- Gordon, Deborah. "What We Don't Know about the Evolution of Cooperation in Animals". En Compilador Kim Sterelny, Richard Joyce, Brett Calcott, and Ben Fraser, *Cooperation and Its Evolution*. Massachusetts Institute of Technology, 2013.
- Hamilton, William. "The genetical evolution of social behavior". *Journal of Theoretical Biology*, 7. (1964):17-52.
- _____. "The Evolution of Altruistic Behavior". *The American Naturalist*, Vol. 97, No. 896. (1963): 354-356.
- Hammerstein, Peter. "What is Evolutionary Game Theory". En Compiladores Dugatkin y Kern. *Game Theory y Animal Behavior*. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- _____. *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. Cambridge: MIT Press, 2003.
- Henrich, Joseph., & Boyd, Robert. "Why people punish defectors: weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas". *Journal of Theoretical Biology*, 208, (2001): 79–89.
- Jaisson, Pierre. *La hormiga y el sociobiólogo*. México: Fondo de Cultura Económica, 2000.
- Keller, Laurent & Ross, Kenneth. "Selfish genes: a green beard in the red fire ant". *Nature*, 394 (1998): 573-575

- Krause, Jens., & Ruxton, Graeme. *Living in groups, oxford series in ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- Laland, Kevin & O'Brien, Michael. "Cultural Niche Construction: An Introduction". Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research. *Biology Theory* 6. 3 (2012): 191-202.
- Lehmann, Laurent., & Keller, Laurent. "The evolution of cooperation and altruism. A general framework and classification of models". *Journal of Evolutionary Biology*, 19 (2006): 1365–1378.
- MacKinnon, Katherine., & Fuentes, Agustín. "Construction: Primate Social Cognition, Human Evolution, and Niche A Core Context for Neuroanthropology". Lende and Downey. *The encultured brain an introduction to neuroanthropology*, USA: MIT Press, 2012.
- _____. "Primates, Niche Construction, and Social Complexity: The Roles of Social Cooperation". En Compilador Sussman, R Cloninger R. *Origins of Altruism and Cooperation*, New York: Springer, 2011.
- Margulis, Lynn., & Dolan, Michael. *Los inicios de la vida, la evolución en la tierra precámbrica*. España: Universidad de Valencia, 2002.
- Maynard Smith, John., & Szathrnary, Eörs. *The major transitions in evolution*. Oxford: W. H, 1995.
- Maynard Smith, John. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- Maynard-Smith, John., & Harper, David. *Animal signals, oxford series in ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- Noë, Ronald. "Cooperation experiments: Coordination through communication versus acting apart together". *Animal Behaviour*, 71, (2006): 1-18.
- Odling-Smee, John., Laland, Kevin., & Feldman, Marcus. *Niche construction: The neglected process in evolution*. Monographs in Population Biology 37. Princeton, NJ: Princeton University Press. (2003).
- Prinz, Jesse. "Empirical Philosophy and Experimental Philosophy", en J. Knobe y S. Nichols (Eds.), *Experimental Philosophy*. New York: Oxford University Press, (2008): pp. 189-208.
- Rosas, Alejandro. "Beyond the Sociobiological Dilemma: social Emotions and the Evolution of morality". *Zygon* 42 (3): 703 a 725.
- Silk, Joan. "The strategic dynamics of cooperation in primate groups". *Advances in the Study of Behaviour* 37(2007):1-42.

- Sperber, Dan., & Wilson, Deirdre. *La Relevancia: comunicación y procesos cognitivos*. Madrid: Visor, 1994.
- Sterelny, Kim. "Life in Interesting Times: Cooperation and Collective Action in the Holocene". Kim Sterelny, Richard Joyce, Brett Calcott & Ben Fraser (ed.), *Cooperation and Its Evolution*, London: MIT Press, (2013).
- _____. "Social Intelligence, Human Intelligence and Niche Construction", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, vol. 362, no. 1480 (2007): 719-730.
- _____. *The evolved apprentice*. MIT Press, USA: Cambridge, 2012.
- Sussman Robert & Cloninger Robert. *Origins of Altruism and Cooperation*. New York: Springer 2011.
- Tomasello, Michael. *Why we cooperate*. Cambridge MA: MIT Press. 2009
- _____. *A natural history of human thinking*. London: Harvard University Press. 2014.
- Trivers, Robert. "The Evolution of Reciprocal Altruism". *University of Chicago Press*. l. 46 1 (1971): 35-57.
- West, Stuart., Griffin, Ashleigh., & Gardner, Andy. "Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection". *Journal of Evolutionary Biology*, 20 (2007): 415-432.
- Wilson, David. "A general theory of group selection". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72, (1975): 143-146.
- _____. "Cooperation and Altruism". Fox, C., Roff, D., y Fairbairn D. *Evolutionary Ecology Concepts and Case Studies*. Oxford: Oxford University Press. 2011.
- Wright, Sewall. "Statistical genetics and evolution". *Bulletin of the American Mathematical Society*. 48, 4 (1942): 223-246.